Die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe.

Von

Dr. Gabriele Balicka-Iwanowska.

Mit 10 Textfiguren.

Thelygonum Cynocrambe L., ein niederliegendes Gewächs der mediterranen Flora, Repräsentant einer eigenen Pflanzenfamilie von unsicherer systematischer Stellung, gehört „sowohl bezüglich ihrer Wuchs- als ihrer Blüthenverhältnisse, zu den merkwürdigsten Pflanzen der europäischen Flora". (Eichler, Blüthendiagramme pag. 93). Es war schon mehrere Male morphologisch untersucht, doch gehen die Resultate dieser Forschungen, so z. B. die Wydler's, Irmisch's und Eichler's aus einander, und deswegen habe ich mich mit der Morphologie dieser Pflanze im Verlauf des letzten Jahres näher befasst, und speziell auf Grund der Entwickelungsgeschichte und des reichen lebenden Materials, welches mir in dem k. botanischen Garten in München zur Verfügung stand, die strittigen Punkte aufzuklären versucht.

Die Arbeit wurde im hiesigen Pflanzenphysiologischen Institut ausgeführt.

Thelygonum Cynocrambe wurde schon oftmals und ausführlich untersucht und die entsprechende Litteratur ist verhältnissmässig zahlreich vertreten.[1])

Der normale Aufbau des Thelygonum Cynocr. bietet manche besonderen und bemerkenswerthen Eigenschaften dar. Die Pflanze zeigt zweierlei Anordnung der Laubblätter, und zwar stehen am unteren Theil des Stengels mehrere Paare in rechtwinkelig gekreuzter Stellung. Am oberen Theile verändert sich die Anordnung plötzlich,

1) Nees v. Esenbeck, Gen. Pl. Europ. 1835. Schnizlein, Iconograph, Vol. II, tab. 1894. Endlicher, Genera Pl. Na. 1888. Lindley, Vegetable Kingdom 1846. 513. Engler-Prantl, 3. Theil. 122. Dr. J. A. Guillaud, Sur l'organog. floral et les affinités du Thel. Cyn. Annales des Sc. naturelles 1883. Carvel, Studi sul Thelyg. Cynocr. Irmisch, Ein kleiner Beitrag zur Naturg. des Thel. Cyn. Flora 1856. Wydler, Ueber die symmetrische Verzweig. dich. Infl. Flora 1851. Eichler, Blüthendiag. II, p. 93. Bentham et Hooker, Gen. plant. III, pag. 395. Baillon, Hist. des plantes Vol. V pag. 39. Franchet, Plantae Davidianae in Arch. du museum Vol. X 2, serie 1888. Le Maout et Decaisne, Traité 1868, pag. 506. Delile, Descrip. de Thelyg. Cyn. Annales des Sc. Nat. I serie, Tom. 19, 1830, pag. 370.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0367-3

die Blätter stehen zerstreut mit 90° Divergenz, also in $^1/_4$-Stellung. Die Bereicherungszweige entspringen den Achseln der opponirten Laubblätter und gewöhnlich kommen beide Achselprodukte zur Entwickelung. Die opponirten Paare werden von je zwei schuppenförmigen gezackten Nebenblättern, die mit den gegenüberstehenden verwachsen sind, begleitet. Bei den einzelstehenden Paaren finden wir ebenfalls Stipeln, die fast den ganzen Stengel umfassen mit Ausnahme eines kleinen frei bleibenden Raumes, wo die männlichen Blüthen auswachsen. Diese Stipeln der in spiraliger Folge stehenden Blätter sind asymmetrisch und in ihrer Länge etwas ungleich, „so zwar, dass das grössere von beiden immer auf der nach K. W. der Spirale kathodischen Blattseite steht, wonach also die homologen Stipeln gleichfalls nach $^1/_4$ geordnet erscheinen". (Eichler, Blüthendiagramme).

Am Gipfel des Stengels und der Bereicherungszweige stehen die männlichen Blüthen, wie schon erwähnt, gegenüber den einzeln stehenden Blättern, sind gewöhnlich in Zweizahl und haben weder Vor- noch Tragblätter. Die weiblichen Blüthen entwickeln sich in den Achseln der opponirten, ebenso wie der einzeln stehenden Laubblätter, meistentheils je drei in jeder Inflorescenz und sind stets mit zwei Vorblättern versehen. Hierbei ist die Eigenthümlichkeit besonders hervorzuheben, dass das unterständige Ovar des Perigons nebst darin eingeschlossenem, im ganzen oberen Theil stigmatösen, Griffel in der Nähe der Basis trägt, was, wie mehrfach bestätigt worden ist, dem einseitigen Wachsthum des Fruchtknotens zugeschrieben werden muss. Die dabei vorkommende Verschiebung nicht nur des Griffels, sondern auch des Perigons, muss als eine sonderbare Eigenheit des Thelygonum gelten.

Wie stellt sich nun die Deutung des Blüthenstandes dar?

Wydler betrachtet den mit opponirten Laubblättern versehenen Stengeltheil des Thelygonum als Monopodium, den mit einzeln stehenden als Sympodium. Jedes neue Internodium des Sympodialsprosses ist ein Achselprodukt des an seiner Basis befindlichen Blattes und endigt mit einer zweiblüthigen männlichen Inflorescenz, welche durch ein neues Internodium auf die Seite geschoben wird und sich als opponirtblättriger Zweig darstellt. Die weibliche Inflorescenz ist als ein niedrig gelegener accessorischer Spross zu betrachten.

Irmisch nimmt an, der ganze Stengel sei ein Monopodium und alle Laubblätter seien opponirt, jedoch am Gipfel, durch Abort je eines Blattes in jedem Paare zu scheinbar einzelständigen reduzirt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0368-9

worden. Dabei steht jede zweiblüthige männliche Inflorescenz nicht terminal an dem mit schraubig gestellten Blüthen versehenen Spross, sondern gehört als Achselprodukt dem fehlgeschlagenen Blatte, die weibliche dagegen dem entwickelten an.

Als Bestätigung seiner Theorie führt Irmisch die Thatsache an, dass es ihm gelungen sei, zuweilen eine Schuppe unter der männlichen Inflorescenz zu finden, die eben ein Rudiment des fehlgeschlagenen Blattes darstellen dürfte.

Eichler kombinirt die beiden oben erwähnten Theorien. Darnach trägt der Stengel, vom obersten Knoten an, Blätter in spiraler Folge, der Knoten indessen bildet nur ein Blatt, da das andere unter-

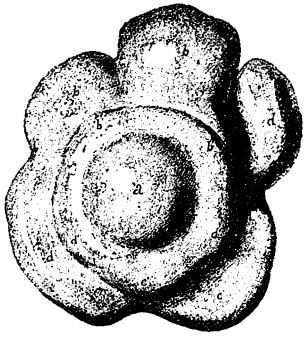

Fig. 1. Vegetationskegel; *a* Vegetationspunkt; *bb* männliche Blüthen; *c* Laubblatt; *dd* Nebenblätter; *b' c' d'* entsprechende Primordien.

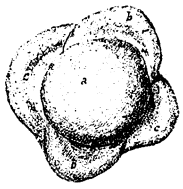

Fig. 2. Vegetationskegel vor der Entstehung der männlichen Blüthen. *a* Vegetationspunkt; *bb* Laubblätter; *cc* Nebenblätter.

drückt ist; Rudimente desselben will Eichler mehrmals beobachtet haben. Die Sympodialglieder schliessen nicht mit der Blüthe ab, die Inflorescenzen beider Arten sind Achselprodukte, und zwar entsprossen die männlichen der Achsel des fehlgeschlagenen, die weiblichen dagegen der des entwickelten Blattes.

Meinen Beobachtungen nach lassen sich diese Auslegungen nicht bestätigen.

Der Vegetationskegel, dicht mit schuppenförmigen Nebenblättern umhüllt, stellt sich nach Entfernung derselben als ein kuppelartiger Höcker mit hervortretenden wulstigen Primordien dar. Die letzteren treten stets in der Art auf, dass die männlichen Blüthen den Blättern gegenüber angelegt werden (Fig. 1 und 2).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0369-7

Die Achse wird keineswegs durch einen sich in ihre Verlängerung stellenden Achselspross als Scheinachse fortgesetzt, was ja bei einem Sympodium der Fall wäre, sondern ist im Gegentheil theoretisch unbegrenzt und behält ihren Charakter als Abstammungsachse bei. Ebensowenig wie bei den Quer- und Längsschnitten ist mir an frei präparirten Vegetationspunkten eine Schuppe unter der männlichen Inflorescenz je vorgekommen, welche von Irmisch und Eichler als ein Rudiment des unterdrückten Vorblattes bezeichnet wird, auch vermochte ich nicht Vorblätter an der kleineren männlichen Blüthe zu sehen. Statt dessen habe ich das Vorhandensein von ziemlich grossen, schildartigen Schleimdrüsen, die zum Typus der Kolleteren gehören, konstatirt, die, wie man vermuthen mag, den erwähnten Autoren Anlass zu ihrem Irrthum gegeben haben. Darauf werden wir noch weiter unten zurück kommen.

Wenn man vollständig ausgewachsene, unter Einfluss günstiger Bedingungen der Ernährung stark entwickelte Exemplare ins Auge fasst, treten die Verzweigungen des Stengels sehr reichlich auf und verändern durchaus die äussere Erscheinung der Pflanze. Es ist zuweilen sogar schwer, über die Verzweigungen ins Klare zu kommen, um so mehr, als am untern Theile des Stengels ausser den normalen Bereicherungszweigen in den Achseln der opponirten Blätter weitere als accessorische Sprosse in grösserer Zahl hervortreten, deren zwei oder drei auf jeder Seite zu finden sind. Dass man es hier mit accessorischen Sprossen zu thun hat, davon kann man sich leicht überzeugen, und zwar aus der Anordnung der ersten Laubblätter, welche sich nicht mit denen des vorhergehenden Sprosses kreuzen, sondern alle in derselben Richtung stehen.

Mehrmals war ich im Stande, ein Zusammenwachsen des Bereicherungssprosses an das nächste Internodium festzustellen. Infolge dessen trifft man schon in der Region der einzelständigen Laubblätter neben den männlichen Blüthen einen mit Blättern und Inflorescenz versehenen Spross. Das eine Blatt desselben, nämlich das erste, könnte seiner Lage wegen als Tragblatt der männlichen Inflorescenz betrachtet werden, was indessen bei genauerer Untersuchung als nur scheinbar sich erweist und muss gerade als ein Resultat der Verwachsung gelten, da beim Verwachsen das untere Internodium nur zu den Nebenblättern reicht. Diese Fälle dürfen mit anderen nicht verwechselt werden, wo nämlich eine männliche Inflorescenz auch neben den Sprossen hervorkommt, jedoch kein Zusammenwachsen stattfindet. An einigen Exemplaren sind in dem letzten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0370-8

opponirtblättrigen Knoten männliche Blüthen zu finden, von denen eine seitwärts steht, an der Stelle der anderen dagegen ein ganzer Bereicherungszweig mit vier männlichen Blüthen hervorsprosst. Die Anordnung der Laubblätter ist an demselben normal, abgesehen von der Eigenthümlichkeit, dass die am zweiten Knoten befindlichen männliche Blüthen keinem Blatt gegenüber stehen, wie in den anderen Fällen (Fig. 3).

Eine weitere Complication kann sich den vorigen anfügen, nämlich die, dass neben dem Hauptsprosse zwei Bereicherungssprosse entspringen, denen einer von einer einzelnen männlichen Blüthe, der andere von zweien begleitet ist. Alle erwähnten Blüthen sind gegen die Mitte des Stengels abgelenkt und durch Vermittelung einer Schuppe mit dem entsprechenden Sprosse verbunden (Fig. 4).

Dazu gehört noch ein Fall, der ganz nahe an den von Eichler angeführten sich anschliesst. In den Achseln zweier Blätter stehen zwei gleich starke, beblätterte Sprosse und am Vereinigungspunkte der Schuppen von beiden Seiten wachsen männliche Blüthen hervor (Fig. 5).

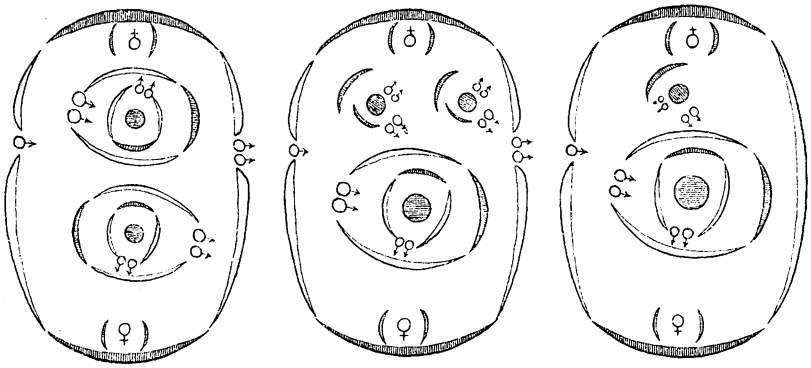

Fig. 3, 4 und 5.

In allen drei dargestellten Fällen haben wir es mit den Folgen des Ersatzes einer männlichen Blüthe durch einen beblätterten Spross zu thun. Während im ersten Falle, der am wenigsten complicirt ist, an der Stelle einer Blüthe ein einziger Bereicherungsspross sich erhebt, verzweigt sich im zweiten Falle die männliche Inflorescenz, indem sie neben dem Hauptspross zwei Bereicherungssprosse, von Blüthen begleitet, darstellt; im dritten Falle endlich ist eine der Blüthen durch einen Spross ersetzt, die zweite ist allein geblieben; indem dies aber zugleich auf beiden Seiten geschah, sind wir eigentlich nicht im

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0371-4

Stande festzustellen, welcher von beiden Hauptspross und welcher Achselspross ist, da sie gleichbedeutend erscheinen.

Die männlichen Blüthen, die die genannten Sprosse begleiten, gelangen früh zur Reife und fallen ab, jedoch sind ihre Spuren stets zu finden. Die Zahl derselben kann sich auch bedeutend vermehren und einige verzweigte Inflorescenzen bilden, die bis sechs Blüthen enthalten.

Die oben geschilderten Fälle verschieben den Schwerpunkt des ganzen Problems und können kaum die Behauptungen der erwähnten Autoren bestätigen. Wir sehen nämlich, dass die Anwesenheit der männlichen Inflorescenz am zweiblätterigen Knoten keineswegs ein gerade so seltener Fall ist, dass wir es als Ausnahme bezeichnen dürften. Wir sind also nicht berechtigt, eine allgemeine Regel aufzustellen, nach welcher dem Blatte die männlichen Blüthen stets gegenüber stehen und zwar an den Knoten, wo die letzteren einzelständig sind. Statt dessen kann man feststellen, dass die männlichen Blüthen eine constante Neigung haben, so weit wie möglich vom Blatte oder von dem blätterigen Sprosse zu entstehen.

Die Diagramme bestätigen dies in genügender Weise, indem sie die männlichen Blüthen bis auf die Mitte des Stengels abgelenkt darstellen.

Männliche Inflorescenz.

An der Gipfelknospe betrachtet, stellt sich die männliche Inflorescenz als ein höckeriges, an beiden Seiten etwas abgeplattetes Primordium dar. Anfangs ungetheilt, schnürt sich dasselbe mit der Zeit ein und bringt zwei Blüthen hervor, deren eine etwas grössere gegenüber dem Blatte steht, während die andere auf die Seite geschoben ist. Die grössere Blüthe gelangt früher zur Reife, obwohl sie gleichzeitig entsteht. In weiterer Entwickelung kann sich die Zahl der Blüthen bedeutend vermehren; das werden jedoch nur weitere Verzweigungen der beiden ursprünglichen Primordien.

Die Kuppe des Primordiums jeder Blüthe flacht sich weiter ab und an ihrer Aussenseite gliedert sich das Perigon aus, von zwei, seltener von drei Lappen gebildet, die, schon anfangs vorhanden, verwachsen und erst nach der Reife der Staubblätter aufgehen. Innerhalb des Perigons, an der abgeplatteten Fläche, treten wulstige Primordien hervor, deren Anzahl den Perigonzipfeln entspricht, es sind folglich zwei oder drei vorhanden (Fig. 6 und 7).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0372-0

Die Primordien gliedern kleine unregelmässig angeordnete Höcker aus, die zu Staubgefässen werden.

Beim vollständigen Aufblühen sind folgende Eigenheiten hervorzuheben: Die Blüthe ist durch ein Stielchen unterstützt, das, obwohl gewöhnlich kurz, bei weiterer Entwickelung bis zu einer Länge von $^1/_2$ Centimeter gelangen kann.

Die Blüthenhüllblätter, ursprünglich verwachsen und scheidenförmig, spalten sich später bis zur Basis. Eine Nahtverbindung vereinigt die klappigen Blätter des Perigons in der Präfloration, und die Hülle der Blüthenknospe wird durch zahlreiche stumpfe Zellenhaare verstärkt, welche von beiden Seiten der Epidermis entspringen und sich gegen einander neigen.

Die Zahl der Staubblätter ist nicht stets dieselbe, sie schwankt zwischen 8 und 30. Die Staubfäden sind gegen die Basis verwachsen,

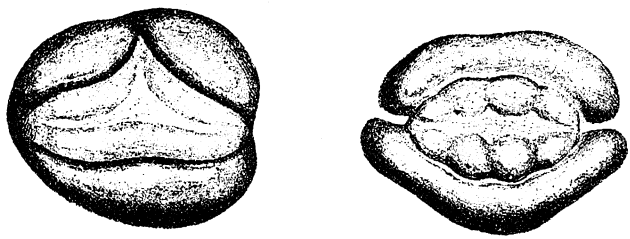

Fig. 6 und 7.

nicht jedoch in ein einziges Bündel, sondern zu zwei, vier oder sechs. Die extrorsen Staubgefässe besitzen vier Loculamente mit lateraler Dehiscenz. Im jungen Stadium bestehen letztere aus je vier Zellschichten, in weiterer Entwickelung entfalten sich die Zellen der Epidermis in Papillen und die Wände des einschichtigen Endotheciums erhalten Verdickungen in Form eines grossen lateinischen U, die aber erst sehr spät zum Vorschein kommen.

Die Pollenkörnchen sind kugelförmig; nach vollständiger Entwickelung haben sie eine Exine von stabartigem Bau und sechs bis acht an einem grössten Kreise der Kugel angeordnete Poren. Der vegetative Kern, arm an Inhalt, ist mit einem deutlichen Nucleus versehen, der generative ist kleiner, spindelförmig und reich an Chromatin; in manchen Pollenkörnchen sind zwei generative Kerne vorhanden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0373-6

Weibliche Inflorescenz.

Wie schon oben bemerkt wurde, entspringen die weiblichen Blüthen in den Achseln der opponirten wie der zerstreut stehenden Blätter, und zwar alsbald nach der Reife der männlichen Blüthen. Gewöhnlich sind drei weibliche Blüthen in jeder Inflorescenz, die Anzahl kann sich jedoch bedeutend vermehren. Sie entspringen stets zwischen zwei Vorblättern, die in ungleicher Grösse hervorzutreten pflegen. Die Blüthen sind ungemein klein und schwer mit blossem Auge wahrzunehmen.

Das Primordium der weiblichen Blüthe ist eiförmig und an der Kuppe abgeplattet und seine Ränder in schnellerem Wachsthum begriffen, nehmen bald die Gestalt eines geschlossenen Wulstes an, der die dadurch entstandene trichterartige Vertiefung ringförmig umschliesst, um endlich ein farbloses, durchsichtiges, zwei- oder dreizähniges Perigon zu bilden. Am unteren und vorderen Theile des so gebildeten Hohlraumes entsteht ein kleiner Höcker, und zwar gleichzeitig mit der zahnartigen Ausbildung des Perigons, dem bald darauf ein anderer am Boden der Höhlung sich ausgliedernder folgt. Der erstere am oberen Ende des Primordiums gelegene wird zum Griffel, während der spätere in raschem Wachsthum gegen den unteren und hinteren Theil des Primordiums die Samenanlage darstellt. Zwischen beiden entsteht eine sich nach unten stark verschmälernde Spalte, welche die Anlage der einzigen Samenknospe abgrenzt. Diese vertieft sich allmählich in das umliegende Zellengewebe, bis sie gänzlich durch dasselbe umhüllt wird. Die Samenanlage hat anfangs eine horizontale nach der einseitigen Ausbauchung des Fruchtknotens gerichtete Lage. Der Nucellus ist sehr klein und lediglich von einem einzigen Integument bedeckt; der Embryosack entsteht auf regelrechte Weise, indem er sich aus dem unteren abgespaltenen Theile einer unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Zelle entwickelt. Im weiteren Wachsthum erleidet die Samenanlage eine anatrope Drehung, wodurch die Mikropyle sich nach unten wendet, so dass sie endlich eine unmittelbar neben der Chalaza situirte Stellung annimmt. Der obere Theil der anatropen Samenanlage wird zugleich durch schnelleren Wuchs emporgehoben, die Chalaza dagegen sinkt mit der Verschiebung des Perigons, so dass die Samenanlage sammt dem seiner Länge nach sich ausdehnenden Embryosack eine hufeisenförmige Gestalt annimmt. Der Embryo mit sehr kleinen Cotyledonen steht ursprünglich aufrecht und nimmt sammt dem Endosperm einen kleinen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0374-2

Raum in Anspruch, dann wird er ebenfalls krumm und nimmt die Form eines Hufeisens an (Fig. 8).

Nach vollständiger Entwickelung der Frucht fällt der Griffel von dem Fruchtknoten, an dem er eine kleine Narbe hinterlässt, ab. Die zur Reife gelangte Frucht löst sich los und fällt sammt dem kurzen und dicken Stiel ab.

Der letztere in Längsschnitten betrachtet, zeigt an den Seiten flügelartige Gebilde (Fig. 9).

Kleine, abgeplattete Zellen der Epidermis grenzen an eine Schicht stark ausgedehnter, länglicher Hypodermzellen, die reichlich mit Protoplasma gefüllt sind. Das unterhalb diesem unmittelbar darunter gelegene Parenchym hat getüpfelte Wandungen. Die Epi- und Hypodermzellen lassen sich leicht durch Hematoxylin färben, und die im Wasser untersuchten Schnitte beweisen, dass unter der Cuticula eine schleimige Masse vorhanden ist, da dieselbe stark anschwillt. Bei der Keimung der Samen dringt die Wurzel mitten in die mit Schleim gefüllte ringförmige Anschwellung, welche daher wohl als Schutzvorrichtung auzusehen sein dürfte.

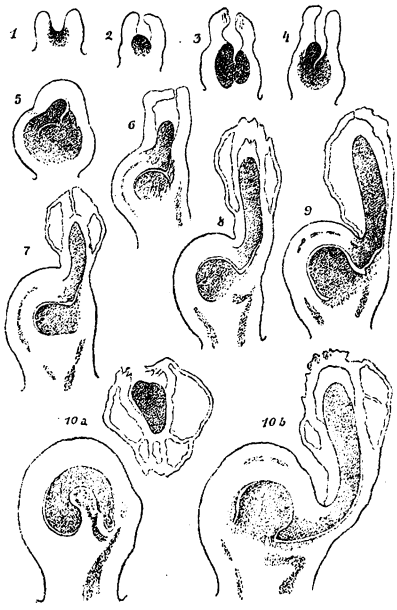

Fig. 8.

Was die histologische Struktur der ganzen Pflanze anbelangt, habe ich nichts besonderes zu bemerken, ausser dem, was von V. A. Poulsen (Engler-Prantl, III. Theil, pag. 122) beschrieben worden ist.

Die Colleteren sind jedoch zu erwähnen. Diese hoch differenzirten, pflanzlichen Schleimdrüsen variiren stark an Gestalt und Länge und sind besonders unregelmässig gebaut. Sie sind mit einer einzigen Schicht Cylinderepithels versehen, deren Drüsenzellen mit dichtem Plasma erfüllt sind (Fig. 10).

In kurzer Zusammenfassung sind die Resultate obiger Untersuchung folgende:

1. Der Stengel ist monopodialer Struktur.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0375-7

2. Die männlichen Blüthen zeigen eine konstante Neigung stets im entferntesten Punkte dem Blatte gegenüber zu stehen und besitzen weder Trag- noch Vorblatt, selbst keine Rudimente davon.
3. Die Gipfelknospe gliedert gegenüber dem Blatte eine Anlage der männlichen Blüthen aus, die sich anfangs als ein länglicher Wulst darstellt und durch Einschnürung zwei männlichen Blüthen den Ursprung gibt. Bei der Entstehung der Staubblätter treten die Primordien in einer den Perigonzipfeln entsprechenden Anzahl auf, also zwei bis drei, und aus jedem entstehen Staubgefässe ohne jede bestimmte regelmässige Ordnung.

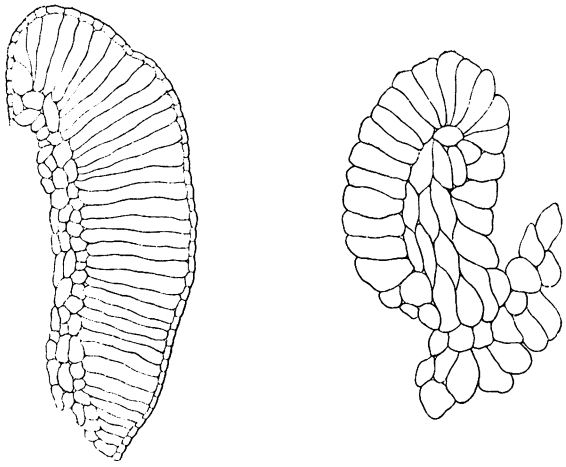

Fig. 9 und 10.

4. Die weiblichen Blüthen sind mit Neben- und Tragblättern versehen. Die Gynobasie verursacht eine hufeisenförmige Verkrümmung der ursprünglich horizontalen anatropen Samenanlage.
5. Der Fruchtstiel weist eine ringförmige mit Schleim gefüllte Anschwellung auf.
6. Colleteren, die junge Organe an ihrer Basis umfassen, sind reich an Schleiminhalt.

München, November 1896.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0376-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Balicka-Iwanowska Gabriele

Artikel/Article: Die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe. 357-366